УДК 591.472

С. В. Пасечник

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗАТЫЛОЧНОЙ ОБЛАСТИ ЧЕРЕПА НЕКОТОРЫХ МИОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ, ТРАНСПОРТИРУЮЩИХ ГРУНТ ГОЛОВОЙ

Морфофункціональний аналіз потиличної області черепа деяких міоморфних гризунів, що транспортують грунт головою. Пасічник С. В.— На основі порівняльного аналізу встановлено рівень спеціалізації окремих видів щодо транспортування грунту головою в процесі риття.

Ключові слова: Rodentia, Spalacidae, Rhizomyidae, Cricetidae, череп, порівняльна анатомія.

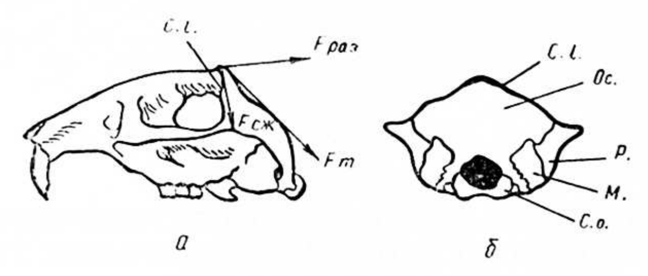
Morpho-Functional Analysis of the Occipital Part of the Skull in Certain Myomorph Rodents Transporting the Soil with the Aid of Their Head. Pasichnyk S. V.— The specialization level of certain species to soil transportation by the head during digging activity is established.

Key words: Rodentia, Spadacidae, Rhizomyidae, Cricetidae, skull, comparative anatomy.

Строение затылочной области грызунов, роющих грунт и транспортирующих его порции на поверхность головой, изучали Л. Рид (Reed, 1958), В. А. Топачевский (1969), П. П. Гамбарян (1960) и др. Механизм рытья у этих видов рассматривали В. Н. Скалон, Н. В. Некипелов (1936), Д. Йелден (Yalden, 1975, А. Бекеле (Bekele, 1983), Г. Е. Зубцова (1990).

Целью наших исследований был сравнительный анализ морфологии затылочной области черепа грызунов родов *Spalax, Nannospalax* (сем. Spalacidae), *Rhizomys, Tachyoryctes* (сем. Rhizomyidae), *Myospalax, Prometheomis* (сем. Cricetidae), в процессе рытья транспортирующих грунт на поверхность земли головой, а также определение уровня специализации каждого из исследованных видов к данному типу транспортировки грунта.

Материал и методика. Материалом для исследований послужили черепа шести видов слепышей: обыкновенного (*Spalax microphthalmus* Güld.), подольского (*S. polonicus* Mehely), буковинского (*S. graecus* Nehr.), гигантского (*S. giganteus* Nehr.), песчаного (*S. arenarius* Res.), белозубого (*S. nospalax leucodon* Nord.); четырех видов бамбуковых крыс: *Rhizomys sumatrensis* Raf., *R. pruinozus* Bluth., *R. sinensis* Grey., *Tachyoryctes splendens* Rüp.; северокитайского цокора (*Myospalax psilurus* M.-E.), прометеевой полёвки (*Prometheomys schaposchnikovi* Sat.). Часть материала была взята из фондов Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ (Киев), часть — из фондов Зоологического музея Московского университета и Зоологического института РАН (С.-Петербург), часть — составили сборы автора на территории Сумской, Херсонской, Черниговской и Черновицкой областей Украины. На каждом черепе определялись следующие параметры: кондилобазальная длина черепа, высота черепа, длина и ширина чешуи затылочной кости, длина верхнего ряда постоянных коренных, длина сосцевидной части каменистой кости, ширина засуставного отростка чешуйчастой кости (только у слепышей). На основании полученных промеров вычислялись: отношение кондилобазальной длины черепа к его высоте, к длине и ширине верхнезатылочной кости и к длине сосцевидной части каменистой кости,



Затылочная область *Spalax microphthalmus: а* — схема действия мышц затылочной области; *б* — вид сзади. *Fm* — результирующая сила мышц затылочной области; *Fсж.* — сила, направленная на сжатие; *Fраз.* — сила, направленная на разрыв. *C. l.* — crista lambdoidals; *Oc.* — os occipitale; *P.* — processus glenoideus ossis squamosae; *C. o.* — condylus occipitale; *M.* — pars mastoidea ossis petromastoideae.

Spalax microphthalmus occipital area: *a* — occipital muscles operation chart; *б* — posterior aspect. *Fm.* — resulting force of the occipital area muscles; *Fсж.* — compressing force; *Fраз.* — rupture force; *C. l.* — crista lambdoidalis; *Oc.* — os occipitale; *P.* — processus glenoideus ossis squamosae; *C. o.* — condylus occipitale; *M.* — pars mastoidea ossis petromastoideae.

отношение длины верхнезатылочной кости к её ширине и к длине верхнего ряда постоянных коренных, отношение ширины верхнезатылочной кости, длины сосцевидной части каменистой кости и ширины засуставного отростка к длине верхнего ряда постоянных моляров.

Определялась степень развития гребней, характер топографических соотношений костей затылочной области, степень уплощённости черепа, угол наклона затылочной площадки по отношению к горизонтальной плоскости, проходящей на уровне трущих поверхностей моляров.

Принимая во внимание то, что череп грызунов в момент выполнения работ по выталкиванию грунта головой, видимо, можно рассматривать как рычаг второго рода (где точкой опоры служит атланто-эпистрофейно-черепной сустав, точкой приложения силы — равнодействующая мышц-поднимателей головы, участком сопротивления при работе — лобно-лицевой отдел), можно определить основные направления и тенденции перестройки затылочной области в связи со специализацией к данному способу рытья и транспортировки грунта. Таковыми, видимо, являются: удлинение плеча рычага (то есть удлинение затылочной площадки); увеличение угла наклона этой площадки, усиление её прочности за счет срастания всех костей, ее слагающих, увеличение общей площади этой площадки, относительное увеличение высоты черепа. Сравнивая данные параметры у исследованных видов, мы попытались определить относительный уровень специализации каждого из них в сравнении с другими.

Результаты и обсуждение. В целом для слепышовых характерны следующие особенности строения затылочной области. На месте сращения теменных и чешуйчатых костей с верхнезатылочной костью образуются хорошо развитый поперечный гребень (crista lambdoidalis). Этот гребень служит местом фиксации с оральной стороны — глубокой порции височной мышцы (m. temporalis profundus), с аборальной стороны — ромбовидной мышцы головы (m. rhomboideus capitis), являющейся частью сложной ромбовидной мышцы (m. rhomboideus). Значительная степень наклона поперечного гребня в оральном направлении, очевидно, связана со степенью развития ромбовидной мышцы головы. При наклоне поперечного гребня силы, направленные на разрыв, уравновешиваются силами, направленными на сжатие (рисунок). Затылочная площадка на черепе слепышовых образована слитыми воедино правой и левой боковыми затылочными (ossa exooccipitale) и верхнезатылочной (os supraoccipitale) костями, а также засуставными отростками правой и левой чешуйчатых костей (proc. postglenoideus ossis squamosae) и парными сосцевидными частями каменистых костей (pars masto-

idea ossis petromastoideae). Затылочное отверстие (foramen occipitale magnum) расположено сравнительно низко, направлено назад и несколько вверх, что соответствует такой посадке головы, при которой ее ось является продолжением оси тела. Последнее, как и топография мыщелков затылочной кости, обуславливает, на наш взгляд, оптимальное положение головы и челюстного аппарата, в частности, для совершения роющих движений.

Обыкновенный слепыш является представителем наиболее продвинутой в роду *Spalax* группы *microphthalmus* (Топачевский, 1969). Высокие значения относительной длины и ширины верхнезатылочной кости в сравнении с другими видами (таблица) позволяют говорить о том, что у данного вида наиболее крупная затылочная кость. Засуставный отросток у обыкновенного слепыша средней ширины, сосцевидная часть каменистой кости относительно крупная. Угол наклона затылочной площадки по отношению к горизонтальной плоскости наименьший в ряду исследованных нами слепышей и находится в пределах 30°—35°.

Затылочная кость на черепе буковинского слепыша (группа *microphthalmus*) несколько уже, но шире, чем у обыкновенного слепыша. Параметры других составляющих затылочной площадки данного вида близки к таковым у предыдущего, однако угол наклона затылочной площадки лежит в пределах 40°—45°.

Относительные значения взятых нами параметров затылочной площадки третьего представителя группы *microphthalmus* — подольского слепыша — близки к таковым у двух предыдущих видов (таблица), что говорит об их близости и свидетельствует в пользу продвинутости всей группы в плане специализации к выталкиванию грунта головой.

Песчаный слепыш принадлежит к группе *giganteus* (Топачевский, 1969). Верхнезатылочная кость у данного вида заметно уже и шире, чем у представителей предыдущей группы (таблица), что позволяет говорить о более низкой специализации его к транспортировке грунта головой. Сосцевидная часть каменистой кости относительно короткая, а засуставный отросток наиболее узкий в ряду исследованных нами сле-

Соотношение некоторых параметров черепа и отдельных костей затылочной области у исследованных видов грызунов (средние значения)

Interrelations of certain cranial parameters and some occipital bones in examined rodent species (mean values)

Виды грызунов	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Spalax giganteus n=7	3,10	1,84	2,11	0,59	3,55	4,35	1,62	0,31
S. arenarius n=15	3,00	1,75	2,22	0,56	4,10	4,20	1,60	0,30
S. polonicus n=18	2,81	1,68	2,28	0,60	3,80	4,30	1,66	0,51
S. microphthalmus n=29	2,73	1,56	2,42	0,57	4,20	4,17	1,57	0,50
S. graecus n=22	2,95	1,52	2,44	0,50	4,77	4,30	1,68	0,52
Nannospalax leucodon n=12	3,30	1,68	2,10	0,50	4,20	5,00	1,40	0,62
Myospalax psilurus n=7	3,35	1,69	1,41	0,50	2,80	4,50	1,05	—
Prometheomis schaposchnikovi n=1	6,77	2,16	0,63	0,32	1,97	9,28	0,46	—
Rhizomys sumatrensis n=16	4,02	2,39	1,07	0,59	1,81	9,70	0,44	—
R. pruinosus n=3	4,03	2,38	1,08	0,59	1,81	9,70	0,45	—
R. sinensis n=1	4,01	2,41	1,07	0,59	1,82	9,70	0,44	—
Tachyoryctes splendens n=5	4,33	2,29	0,92	0,52	1,74	7,80	0,51	—

Примечание: I — отношение кондилобазальной длины черепа к длине верхнезатылочной кости; II — отношение кондилобазальной длины черепа к ширине верхнезатылочной кости; III — отношение длины верхнезатылочной кости к длине верхнего ряда моляров; IV — отношение длины верхнезатылочной кости к ее ширине; V — отношение ширины верхнезатылочной кости к длине верхнего ряда моляров; VI — отношение кондилобазальной длины черепа к длине сосцевидной части каменистой кости; VII — отношение длины сосцевидной части каменистой кости к длине верхнего ряда моляров; VIII — отношение ширины засуставного отростка к длине ряда моляров.

пышовых, в том числе и белозубого, что также свидетельствует в пользу более низкой специализации к рытью. Угол наклона затылочной площадки высок и равен 45°—50°.

Гиганский слепыш (группа *giganteus*) в ряду исследованных нами слепышовых рода *Spalax* имеет самую короткую и узкую верхнезатылочную кость, что свидетельствует об относительно низкой его специализации, даже в сравнении с наиболее близким к нему в филогенетическом плане песчаным слепышом. Другие параметры затылочной площадки близки к таковым у последнего, что говорит также в пользу филогенетической близости двух последних видов и о более низкой специализации группы в целом в отличие от группы *microphthalmus*.

Белозубый слепыш — единственный исследованный нами представитель рода *Nannospalax*, традационно считающийся менее специализированным к рытью в отличие от рода *Spalax* (Топачевский, 1969). Наши данные также подтверждают более низкую специализацию этого вида. Это прежде всего наименьшая в ряду исследованных нами слепышовых длина верхнезатылочной кости, относительно небольшая ее ширина, относительно малые сосцевидные части каменистых костей, высокий угол наклона затылочной площадки (50°—55°). Однако засуставный отросток в отличие от других слепышей наиболее широкий, что можно считать признаком продвинутости, так как благодаря этому увеличивается общая площадь затылочной площадки.

В роде *Rhizomys* (сем. Rhizomyidae) нами исследованы представители 3 видов (см. выше). Так как принципиальных отличий в строении интересующих нас структур не обнаружено, остановимся на общих для всего рода особенностях строения затылочной площадки. Поперечный гребень хорошо развит. Сходство со слепышовыми наблюдается и в наличии наклона поперечного гребня в оральном направлении, имеющего также важное значение в связи с усилением роли затылочных мышц при поднятии головы. Затылочная площадка у ризомисов образована теми же костями, что и у слепышей, но относительная длина и ширина верхнезатылочной кости у них несколько меньше (таблица). Также у ризомисов сильно развиты боковые затылочные кости с крупными, выдающимися в вентральном направлении яремными отростками. Затылочное отверстие направлено назад и несколько вверх. Сосцевидные части каменистой кости имеют значительно меньшую площадь в сравнении со слепышовыми, а засуставный отросток почти не участвует в формировании затылочной площадки. Угол наклона затылочной площадки по отношению к горизонтальной плоскости также выше, чем у представителей рода *Spalax*, но несколько меньше, чем у белозубого слепыша.

В роде *Tachyoryctes* (сем. Rhizomyidae) нами был рассмотрен один вид (см. выше). Параметры верхнезатылочной кости, строение затылочной площадки и степень наклона ее по отношению к горизонтальной плоскости у обоих родов ризомисовых сходны. Различие между родами проявляется в размещении поперечного гребня, который у африканской бамбуковой крысы, в отличие от ризомисов, проходит непосредственно по телу верхнезатылочной кости, несколько аборальнее ее орального края. Сосцевидные части каменистой кости у *Tachyoryctes* относительно крупнее. Таким образом, можно говорить лишь о незначительных отличиях в строении затылочной площадки двух родов ризомисовых.

Северокитайский цокор (подсем. Myospalacinae) в ряду исследованных грызунов (за исключением слепышовых) обладает наиболее широкой и длинной верхнезатылочной костью. Форма этой кости близка к таковой у слепышовых. Затылочное отверстие направлено назад. Сосцевидные части каменистой кости имеют относительно большую площадь, хотя засуставные отростки сравнительно невелики. Угол наклона затылочной площадки по отношению к горизонтальной плоскости

у северокитайского цокора близок к таковому у белозубого слепыша и примерно равен 50°.

Поперечный гребень на черепе прометеевой полевки (подсем. Microtinae) также хорошо развит, однако наклон его в оральном направлении выражен в меньшей степени, чем у предыдущих видов. Имеет свои особенности строение затылочной площадки. Так засуставные отростки не принимают участия в ее формировании, а угол наклона этой площадки по отношению к горизонтальной плоскости выше, чем у других землероев и примерно равен 70°. Верхнезатылочная кость относительно короче и уже, чем у предыдущих видов, а сосцевидные части каменистых костей сравнительно невелики. Таким образом, у данного вида, в отличие от представленных выше, признаки, связанные со специализацией к транспортировке грунта на поверхность, выражены в меньшей степени.

Отметим, что у всех представленных выше грызунов имеется ряд сходных признаков, несомненно сформировавшихся под влиянием функции транспортировки земли головой. Это прежде всего поперечный гребень, усилившийся, по нашему мнению, в первую очередь в связи с усилением ромбовидной мышцы головы. На это указывает и наклон этого гребня в оральном направлении, о чем уже говорилось выше. Различное же расположение этого гребня, по всей вероятности, предполагает независимое его возникновение у разных групп и может рассматриваться как общая тенденция в формировании затылочной области черепа в связи с известной функцией.

При сравнении относительных значений длины верхнезатылочной кости у исследованных нами грызунов выяснилось, что наибольшие величины имеют место у слепышовых. Несколько меньше относительная длина этой кости у цокоров и ризомисов. Наименьший результат имеет место у прометеевой полевки. А поскольку, как отмечалось выше, удлинение затылочной кости облегчает процесс выталкивания грунта головой, то вполне допустимо говорить о тенденции к увеличению длины затылочной площадки и затылочной кости в частности. В ряду слепышовых это прослеживается при сравнении значений у видов, традиционно считающихся более продвинутыми в плане адаптаций к рытью, с видами, менее продвинутыми в этом отношении. В порядке нарастания этих значений можно построить следующий ряд, показывающий повышение уровня специализации у слепышовых: белозубый слепыш — гигантский слепыш — песчаный слепыш — слепыш группы *microphthalmus*. Это совпадает с выводами В. А. Топачевского (1969), построенными на сопоставлении ряда других признаков (ширина резцов, относительная длина диастем, строение трущих поверхностей моляров, высота венечного отростка), о степени продвинутости каждого из указанных выше видов. Ширина затылочной площадки, на наш взгляд, меньше зависит от уровня специализации грызунов к транспортировке грунта головой, однако таким образом увеличивается протяженность мест фиксации мышц-поднимателей головы, что также облегчает транспортировку грунта. Наибольшая ширина затылочной площадки также отмечена у цокоров и слепышей. С этим же связано и увеличение протяженности у них поперечного гребня.

Большое значение имеет и степень наклона затылочной площадки по отношению к горизонтальной плоскости. Наименьший угол ее наклона у представителей рода *Spalax* (таблица). Несколько больший угол — у белозубого слепыша, ризомисовых и цокоров. Уменьшение угла наклона затылочной площадки говорит в пользу специализации к транспортировке грунта головой, так как чем меньше угол наклона вектора плеча рычага (в данном случае — затылочной площадки), тем больше расстояние, которое он преодолевает, тем, следовательно, коэффициент приложения рабочих усилий выше. Угол наклона затылочной площадки у прометеевой полевки заметно выше, чем у других ис-

следованных видов, что позволяет допустить наличие у нее механизма выталкивания головой грунта, отличного от такового у других землероев. По другой версии, на наш взгляд, более объективной, следует говорить о низком уровне специализации данного вида к транспортировке грунта головой.

Как видно из приведенного анализа, у всех исследованных видов кости, формирующие затылочную площадку, срастаются, образуя цельную и прочную конструкцию, выдерживающую большие нагрузки при работе. Одним из путей увеличения размеров затылочной площадки, видимо, является укрупнение сосцевидных частей каменистых костей, как это имеет место у слепышовых, а также расширение и утолщение засуставных отростков чешуйчатых костей и разворот их в горизонтальной плоскости, как это произошло и у слепышовых, и у цокоров, и у ризомисовых.

В специализации к транспортировке грунта головой ясно прослеживаются следующие тенденции: удлинение и расширение затылочной площадки, уменьшение угла ее наклона, увеличение протяженности мест фиксации мышц-поднимателей головы, укрепление конструкции затылочной площадки в целом путем прочного срастания слагающих ее костей, переориентация затылочного отверстия в аборально-дорсальном направлении. Исходя из этого, следует, что из всех исследованных нами грызунов, транспортирующих грунт головой, наиболее высок уровень специализации у слепышей группы *microphthalmus* рода *Spalax*. Несколько ниже этот уровень у слепышей группы *giganteus* рода *Spalax*. Еще ниже уровень специализации у белозубого слепыша, цокоров и ризомисовых. Наименее специализированным к транспортировке грунта головой из исследованных видов, по указанным параметрам, является прометеева полевка.

Гамбарян П. П. Приспособительные особенности органов роющих млекопитающих.— Ереван, 1960.— 195 с.
Зубцова Г. Е. Функциональный анализ кусания некоторых роющих грызунов // Морфология млекопитающих и проблемы локомоции.— Л., 1990.— 100—121.— (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 215).
Скалон В. Н., Некипелов Н. В. К познанию биологии манджурского цокора // Изв. Гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК.— 1936.— Т. 3.
Топачевский В. А. Слепышовые (Spalacidae).— Л.: Наука, 1969.— 247 с.— (Фауна СССР; Млекопитающие. Т. 3, Вып. 3).
Bekele A. The comparative functional morphology of some head muscles of the rodents Tachyoryctes splendens and Rattus rattus // Mammalia.— 1983.— 47, N 3.— P. 395—419.
Reed Ch. Observation on the burrowing rodent Spalax in Iraq // J. Mamm.— 1958.— 39, N 3.— P. 386—389.
Yalden D. W. Some observations on the giant mole-rat Tachyoryctes macrocephalus (Mammalia, Rizomyidae) of Ethiopia // Monit. zool. ital. N. S.— 1975.— 6, N 15.— P. 275—303.

Нежинский краеведческий музей
(251200 Нежин)

Получено 04.05.93

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

К характеристике эколого-гельминтологической ситуации в заповеднике «Даурский» в связи с реинтродукцией лошади Пржевальского / Двойнос Г. М., Головушкин М. И. — Киев, 1993.— 5 с.— Рус.— Деп. в ВИНИТИ 02.02.94 N 288—В 94.

У аборигенных домашних лошадей из Даурии зарегистрировано 40 видов гельминтов, из них 39 видов нематод и 1 — цестод. У домашних лошадей, как и у лошадей Пржевальского из Аскания-Нова, доминируют одни и те же виды, но уровень зараженности аборигенных лошадей значительно выше. При реализации программы восстановления дикой лошади следует учитывать данные эколого-гельминтологических исследований.